

# ФОРМИРОВАНИЕ СТРОБИЛЫ *WARDIUM AMPHITRICHA* (RUD., 1819) COMB. N. И СТАНОВЛЕНИЕ РАЗДЕЛЬНОПОЛОСТИ

М. М. Белопольская

Кафедра зоологии беспозвоночных Ленинградского государственного университета

Изучено формирование и строение стробилы *Wardium amphitricha* из различных географических пунктов. Разные стробилы этого вида цестод различаются по степени развития мужских и женских гонад. У молодых цестод задняя часть стробилы не расчленена, но в дальнейшем наряду с отчленением проглотида в области шейки постепенно расчленяется и задний нечленистый участок.

Вид *Dicranotaenia amphitricha* (Rud., 1819) был перенесен А. А. и Л. П. Спасскими (1954) в созданный ими род *Limnolepis*. Авторы указывают, что род *Limnolepis* близок роду *Wardium*. При сопоставлении диагнозов этих родов, приведенных в работе Спасских (1954) и в монографии Спасской (1966), видно, что они почти идентичны. Различия касаются расположения семенников: у рода *Wardium* они лежат по типу I, VI, VII, а у рода *Limnolepis* — по типу III и V. На большом числе стробил *W. amphitricha* было замечено, что положение семенников не константно для этого вида, в некоторых проглотидах они располагались и по типу I.

Деблок и Розе (Deblock et Rose, 1962) указывают, что в более зрелых проглотидах средний семенник смещается назад и семенники располагаются по типу VI; такое положение семенников авторы иллюстрируют рисунком. Поскольку у *W. amphitricha* и расположение семенников соответствует таковому рода *Wardium*, нет оснований помещать его в род *Limnolepis*.

В монографии Спасской (1966) хозяевами *W. amphitricha* указаны кулики родов *Calidris*, *Tringa* и *Capella*. В наших сборах из куликов хозяевами *W. amphitricha* были представители рода *Calidris* и один раз заражение отмечено у плосконого плавунчика (*Phalaropus fulicarius*), который оказался новым хозяином для *W. amphitricha*.

Материал был собран на побережье Балтийского моря (Рыбачий, Калининградская обл., Пухту, ЭССР), побережье Охотского моря (севернее устья Амура) и в низовье р. Лены (табл. 1).

При изучении стробил *W. amphitricha* выяснилось, что они неоднородны. Одни стробилы отличались большей шириной и имели развитую матку, наполненную сформированными яйцами, у других, более узких, матка не развита. Различались стробилы и по степени развития мужских и женских гонад. Среди них были особи с мужской и женской потенцией.

Раздельнополые цестоды известны из семейства *Dioicocestidae* Southwell, 1930 (роды *Dioicocestus* Fuhrmann, 1900 и *Shipleya* Fuhrmann, 1908), *Acoleidae* Fuhrmann, 1907 (роды *Gyrocoelia*, Fuhrmann, 1899 и *Infula* Burt, 1939) и *Hymenolepididae* Fuhrmann, 1907 (род *Wardoides* Spassky, 1962).

Детальное исследование морфологии *Dioicocestus aspera* (Mehlis, 1831) было проведено Фурманом (Fuhrmann, 1900, 1904) и Клером (1907, 1930). Кроме мужских и женских особей, среди *D. aspera* имелись переходные

Т а б л и ц а 1  
Заражение *W. amphitricha* куликов из различных районов

Вид птицы	Охотское море				Балтийское море	
	исследо- вано	заражено	время обнару- жения	интен- сивность зараже- ния	исследо- вано	заражено
<i>Calidris alpina</i> L. — чернозобик	14 (15)	2 (7)	V, VII, IX	1—15	45 (18)	14 (1)
<i>C. testacea</i> Pall. — краснозобик	6 (17)	1 (6)	VIII, IX	2—25	—	—
<i>C. ruficollis</i> (Pall.) — кулик- красношейка . . . . .	11 (8)	1	VIII	13	—	—
<i>C. subminuta</i> (Midd.) — длинно- палый песочник . . . . .	12 (3)	1	VIII	1	—	—
<i>Phalaropus fulicarius</i> L. — плос- коносый плавунчик . . . . .	—	—	—	—	—	—

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид птицы	Балтийское море		Низовье р. Лены			
	время обнару- жения	интен- сивность зараже- ния	исследо- вано	заражено	время обнару- жения	интен- сивность зараже- ния
<i>Calidris alpina</i> L. — чернозобик	VII, VIII	2—22	17 (17)	1 (1)	VII	1
<i>C. testacea</i> Pall. — краснозобик	—	—	—	—	—	—
<i>C. ruficollis</i> (Pall.) — кулик- красношейка . . . . .	—	—	—	—	—	—
<i>C. subminuta</i> (Midd.) — длинно- палый песочник . . . . .	—	—	—	—	—	—
<i>Phalaropus fulicarius</i> L. — плос- коносый плавунчик . . . . .	—	—	28 (21)	1	VII	3

П р и м е ч а н и е. Цифры в скобках — число исследованных и зараженных молодых птиц.

формы: недоразвитые самцы, самки и «карликовые» самцы и «карликовые» самки (Клер, 1930). У нормальных самцов *D. aspera* отмечено наличие женских органов (яичник, желточник, зачаток матки и половые протоки), но образования яиц не происходит. Клер (1930) предполагает, что некоторые недоразвитые самки *D. aspera*, перезимовав в птице, становятся нормальными.

Спасский и Губанов (1959) описали новый вид раздельнополой цестоды *Shibleyia dioica*. Женские особи *S. dioica* обладали семенником в молодых члениках, сумкой цирруса и хорошо развитым копулятивным органом. У мужских особей был зачаток женских половых желез, который почти исчезает в половозрелых мужских члениках. У некоторых взрослых особей были редуцированы мужские и женские гонады во всех проглоттидах или же в передних члениках были функционирующие гонады, а задняя часть стробилы стерильна. По мнению авторов, раздельнополость у *S. dioica* возникла путем редукции гонад одного пола и этот процесс начался, по-видимому, недавно.

Чаплинский (Czaplinski, 1967) сообщает о наличии у *Wardoides nyrocae* Yamaguti, (1935) мужских, гермафродитных и женских стробил.

У *W. nyrocae*, так же как и у *W. amphitricha*, мужские стробилы самые узкие, а женские наиболее широкие. Мужские стробилы имеют семенники, женские гонады у них недифференцированы. В гермафродитных стробилах развиты яичник и семенники, а матка едва заметна. У женских стробил семенники отсутствуют, но сумка цирруса имеется, матка развита и напол-

нена сформированными яйцами. У этого вида проявляется тенденция к разделению полов.

У *Dioicocestus aspera* и *Shipleya dioica* сохраняются гонады противоположного пола, у самок имеются семенники, а у самцов — яичник, хотя они и не функционируют. Раздельнополость у этих видов физиологическая и функциональная, а морфологически проявляется гермафродитизм.

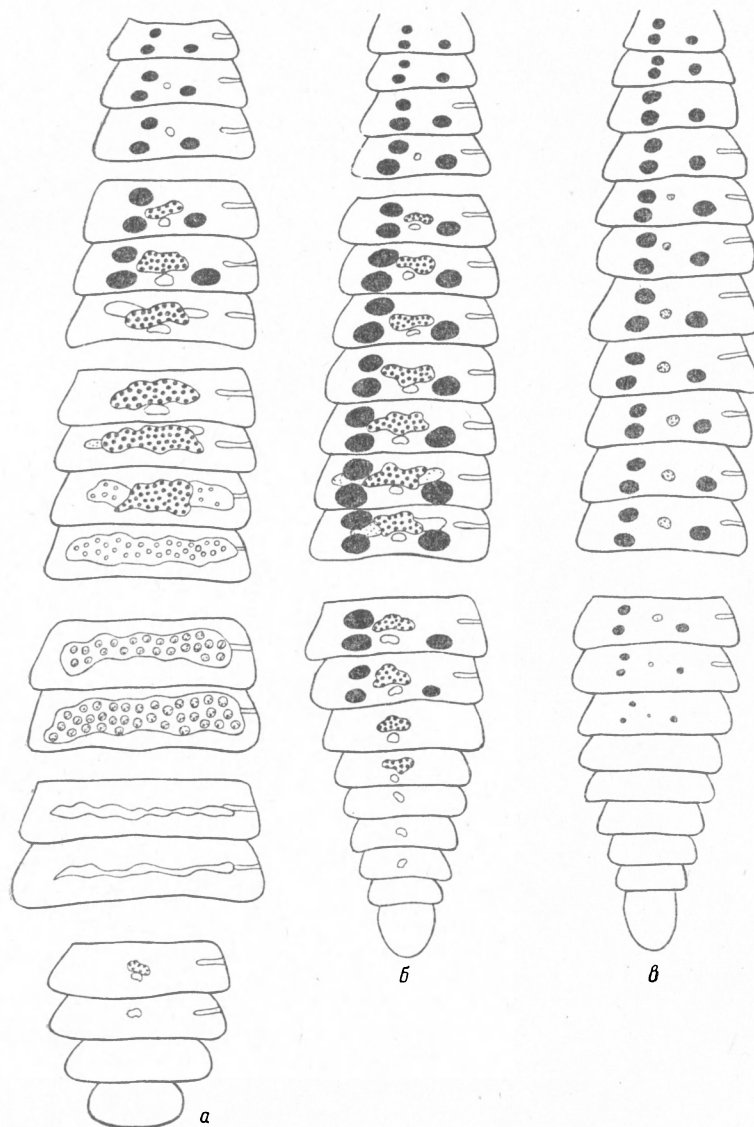


Рис. 1. Схемы строения стробил *Wardium amphitricha*.  
а — женская особь; б — гермафродитная; в — мужская.

У *W. amphitricha*, возможно, имеет место начало процесса деления полов, который окончательно еще не завершен. Цестод *W. amphitricha* по степени развития гонад и созревания яиц можно разделить на три группы.

Особь с семенниками только в небольшом участке стробилы (20—26 члеников) и развитыми яйцами обозначаются как женские (♀; рис. 1, а), цестоды, в проглоттидах которых на протяжении почти всей стробилы имеются семенники и яичники, а сформированных яиц нет — гермафродитные (♂; рис. 1, б); экземпляры, у которых на протяжении большей

части стробилы есть семенники, а яичник в виде недифференцированного зачатка, обозначаются как мужские (♂; рис. 1, в). У целых неповрежденных женских, мужских и гермафродитных стробил в задней части гонады недо-

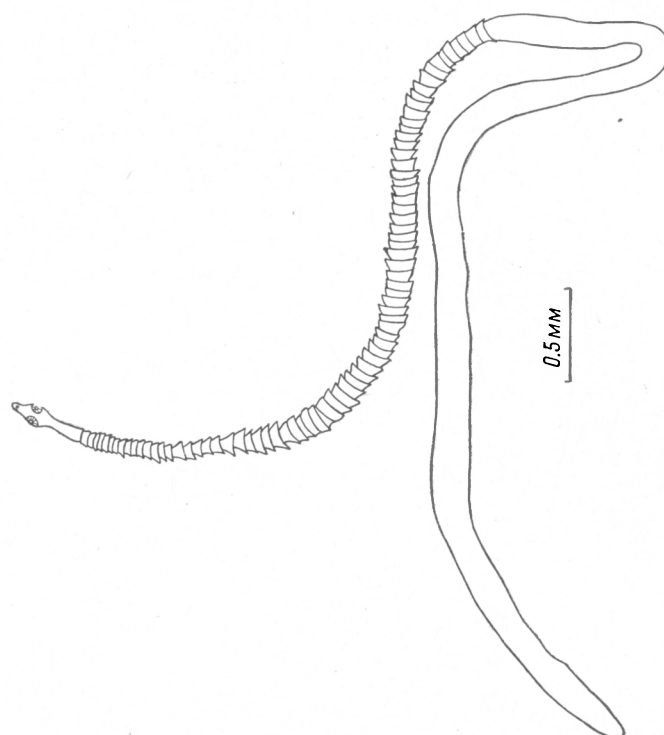


Рис. 2. Молодая стробила *W. amphitricha* с задним нерасчлененным участком, без зачатков гонад.

развиты, а последние членики стерильны. В некоторых проглоттидах без гонад сумка цирруса и циррус имеются, а у иных отсутствуют.

У молодых цестод задний конец стробилы не расчленен, тогда как передняя и средняя части стробилы имеют хорошо выраженные зачатки гонад (рис. 2, 3, а—в).

Таблица 2  
Соотношение ♀, ♂ и ♂ особей  
*W. amphitricha* у разных хозяев

Виды птиц	Место исследования	Число стробил		
		♀	♂	♂
Чернозобик	Побережье Балтики	20	4	1
	Побережье Охотского моря	4	4	2
Краснозобик	То же	3	7	5

В табл. 2 указано соотношение числа стробил *W. amphitricha* различного типа.

Женская стробила (материал из взрослого чернозобика, Балтика, август). Длина стробилы 168 мм, максимальная ширина 3.24 мм. Шейка очень короткая — 0.118 мм. На расстоянии 12 мм от сколекса в 65-м членике появляется недифференцированный половой зачаток.

Семенники закладываются на расстоянии 15 мм от сколекса в 86-м членике и прослеживаются до 102-го членика. Сумка цирруса и циррус имеются на протяжении всей стробилы. В члениках на расстоянии 17 мм от сколекса семеприемник наполнен спермой. Яичник появляется с 98-го членика и присутствует до 110-го членика. На расстоянии 21 мм в 106-м членике закладывается матка, а в 122-м имеются уже яйца со сформированными онкосферами, участок стробилы на протяжении 25 мм содержит

членики с развитой маткой, наполненной яйцами (рис. 4, а), а в остальной части стробилы более 100 мм, матка уже пустая, и только латеральные участки матки, простирающиеся за экскреторные сосуды, еще содержат небольшое число яиц (рис. 4, б). Матка мешковидная, слабо лопастная, заходит латеральнее экскреторных сосудов.

В матке одного членика находятся яйца разных размеров, но с живой, подвижной онкосферой. Особенно сильно варьирует диаметр наружной оболочки — 0.082—0.170, внутренняя цитоплазматическая оболочка эллиптическая, 0.059—0.113×0.048—0.068 мм; размер эмбриофоры 0.059×0.087—0.040—0.046 мм, толщина ее стенки 0.004 мм; размер онкосферы 0.032—0.039×0.033—0.036 мм, онкосферные крючья длиной 0.011 мм, внутренние крючья боковых пар более массивны.

У большинства видов семейства *Hymenolepididae* членики, содержащие зрелые яйца, отрываются от стробилы, а у *W. amphitricha* отторжения проглоттид не происходит. Яйца выходят через разрыв апоральной стенки матки и кожному-скульного мешка в латеральном участке стробилы, поэтому на большом протяжении стробилы матка пустая и ее стенки спадаются (рис. 4, б). В содержимом кишечника куликов, зараженных *W. amphitricha*, встречаются многочисленные яйца.

**Гермафродитная стробила** (из взрослого чернозобика, Балтика, июль). Длина стробилы 93 мм, наибольшая ширина 1.8 мм. Шейка 0.280 мм. Недифференцированный половой зачаток появляется в 55-м членике, на расстоянии 8.2 мм от сколекса. Семенники закладываются в 70-м членике, на расстоянии 10.1 мм от сколекса, они присутствуют до 500-го членика. Яичник и желточник появляются в 90-м членике и сохраняются почти на протяжении всей стробилы, до 510-го членика, далее они уменьшаются в размерах и последние 22 членика стерильны. Матка закладывается в 168-м членике и сохраняется до 370-го членика, яиц немного, и они несформированы. Циррусы развиты нормально вплоть до стерильных.

**Мужская стробила** (из взрослого чернозобика, Балтика, июль). Длина стробилы 52 мм, наибольшая ширина 0.82 мм. Длина шейки 0.222 мм. Недифференцированный половой зачаток и сумка цирруса появляются в 90-м членике. Семенники становятся заметны со 102-го членика и сохраняются на протяжении 506 члеников. Яичник и желточник имеются лишь в виде недифференцированного зачатка.

В одном экземпляре птицы встречаются стробилы разных типов. У молодого чернозобика на Балтике обнаружены женские стробилы с разви-

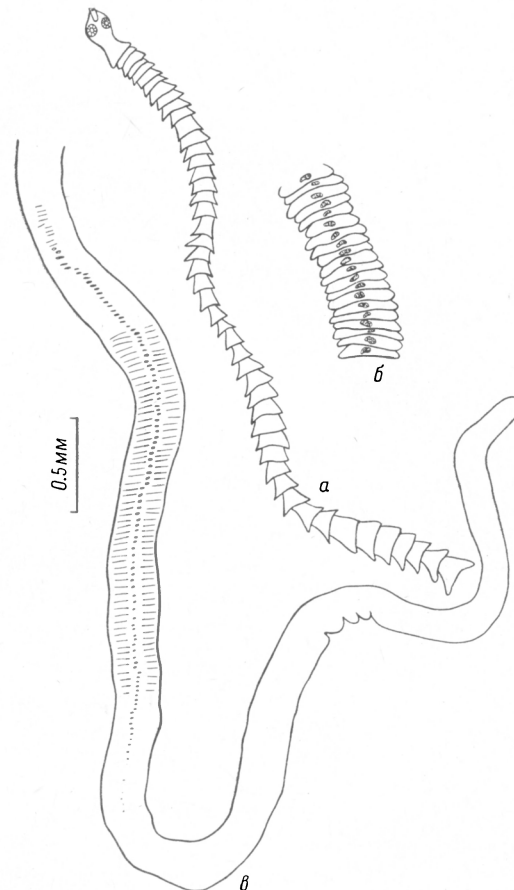


Рис. 3. Молодая стробила *W. amphitricha* с зачатками гонад.

а — передний участок стробилы; б — членистый участок с зачатками гонад; в — метамерное расположение зачатков гонад в заднем участке стробилы.

той маткой; следовательно, цестоды достигают половозрелости в местах гнездовых.

Наличие различного типа стробил у *W. amphitricha* можно трактовать по-разному: или здесь имеет место переход к раздельнополости, или это различные этапы онтогенеза данного вида — сначала индивид имеет мужской пол, затем он становится гермафродитом и, наконец, женской особью.

У подавляющего большинства цестод имеет место протерандрия, но она захватывает лишь небольшой участок стробилы, тогда как у *W. amphitricha* проглотида всей, довольно значительной по размеру стробилы являются мужскими.

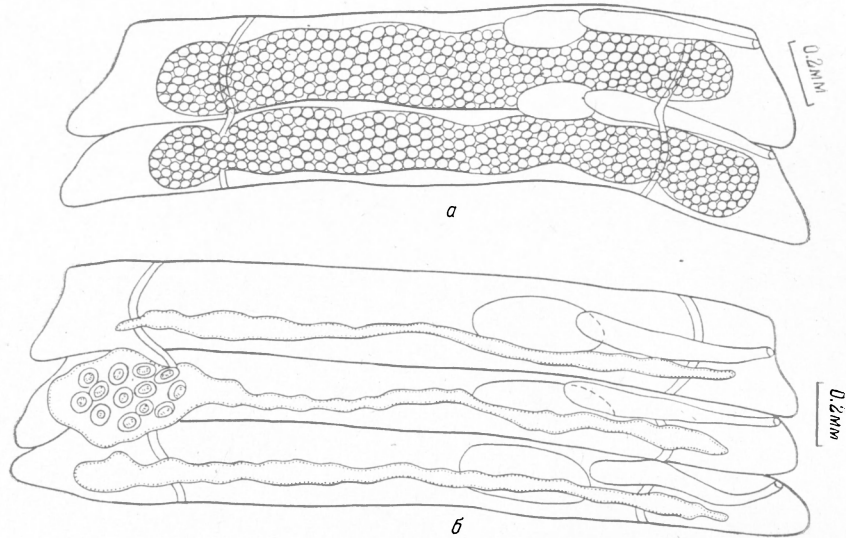


Рис. 4. Членики *W. amphitricha*.

*a* — членики с маткой, наполненной яйцами; *б* — членики с частично и полностью опорожненной маткой.

Процесс формирования стробилы во время онтогенеза у различных видов цестод недостаточно освещен в литературе. Спасский и Губанов (1959), Снид (Sneed, 1961), Лейч (Leigh, 1941) указывают на аномалии при формировании стробилы. Спасский и Губанов (1959) сообщают, что у раздельнополой *Shiroleia dioica* членики задней половины стробилы стерильны, а в передней части находятся функционирующие половые железы. Снид (1961) указывает, что цестоды семейства *Proteocephalidae*—*Corallobothrium* (*Megathylacoides*) *thompsoni* из рыбы-кот (*Ictalurus*) имеют необычный характер стробилы. В задних проглоттидах яичник не развит, яйца не продуцируются, матка не становится трубчатой, а в передних члениках гонады и матка развиты нормально. По мнению Снида (1961), последние членики физиологически не способны продуцировать половые продукты и в дальнейшем они отбрасываются.

У *W. amphitricha* отторжения задних незрелых и стерильных члеников не происходит; возможно, в дальнейшем в них и разовьются гонады.

У *W. amphitricha* наблюдалась интересная особенность в формировании стробилы. Развитые стробилы имеют веретеновидную форму, ширина члеников возрастает к середине стробилы и резко уменьшается к заднему концу (рис. 1, *a—e*). Самые передние и задние проглотида стерильны, а по направлению к срединному участку идет формирование гонад.

У молодой стробилы длиной 9.5 мм членистый участок занимает 3.5 мм, остальная задняя часть стробилы не расчленена, половых зачатков у этой стробилы еще нет (рис. 2). Другая, большая по размерам стробила имела иное строение. Длина стробилы 26.5 мм, членистый участок 15.2 мм,

нерасчлененный задний конец 11 мм. У этого индивида за расчлененным участком следует отрезок стробилы, где членики еще внешне не обособлены, но метамерия проявляется во внутреннем строении, так как имеет место закладка половых зачатков и намечаются границы проглоттид (рис. 3, в). С увеличением размеров стробилы нечленистый задний участок оказывается разделенным на проглоттиды.

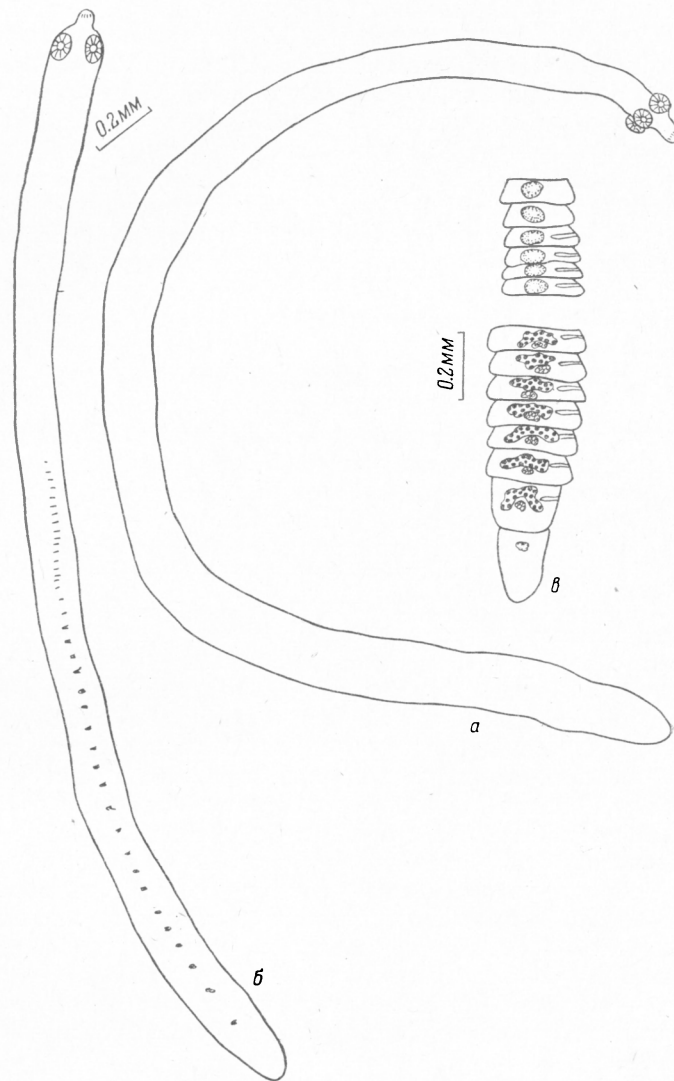


Рис. 5. Молодые цестоды *Aploparaksis clavata* Spasskaja, 1966.

*a* — нерасчлененная особь; *б* — особь с метамерно расположенными зачатками гонад; *в* — членики из среднего и заднего участка гермафродитной стробилы.

При росте и формировании стробилы членики с наиболее развитыми гонадами находятся в срединном участке, и по направлению к переднему и заднему концам они оказываются менее развитыми, а проглоттиды около шейки и на заднем конце стробилы стерильными. Такого типа стробилы свойственны женским, гермафродитным и мужским индивидам (рис. 1, *a—в*).

Подобное строение стробилы *W. amphirticha* нельзя трактовать как уродство — это свойство данного вида, потому что однотипный характер формирования стробилы у этого вида встречается в разных географических пунктах — на Балтийском и Охотском побережьях.

Формирование плероцеркоидной части стробилы может происходить в промежуточном или окончательном хозяевах. Нам кажется более вероятным, что в окончательном хозяине имеет место рост тела цестоды, а расчленение задерживается на какой-то период. Окончательно этот вопрос можно решить при раскрытии жизненного цикла и изучении личиночной фазы *W. amphitricha*. У плероцеркоидов ремнецов в промежуточном хозяине рост предшествует расчленению (Дубинина, 1966).

Вопреки общепринятому мнению о том, что у цестод отделение проглоттид происходит всегда только в области шейки, у *W. amphitricha* молодая стробила имеет довольно длинный (до 11 мм) задний, нечленистый, плероцеркоидный участок, который в дальнейшем расчленяется. Наряду с отделением новых проглоттид в области шейки происходит образование члеников и в заднем участке стробилы, но закладка гонад в них запаздывает, и в заднем отделе стробилы находятся стерильные членики.

При изучении большого числа видов цестод *Hymenolepididae* и *Dilepididae* мы выявили, что у представителей разных родов этих семейств только в последнем членике стробилы гонады и матка недоразвиты, тогда как предпоследний членик самый зрелый.

Любопытно протекает формирование стробилы у видов *Aploparaksis clavata* и *A. crassirostris*. Молодые цестоды размером 1.4—3.8 мм имеют нерасчлененное тело; здесь, по-видимому, как и у *W. amphitricha*, первоначально идет рост тела без расчленения, затем закладываются гонады и появляются членики. В отличие от *W. amphitricha* у аплопараксисов последние членики содержат наиболее развитые гонады (рис. 5, в).

У *A. clavata*, так же как и у *W. amphitricha*, метамерия сначала проявляется в закладке гонад, а затем идет образование проглоттид.

Для *W. amphitricha* характерно прочное соединение проглоттид, в результате чего большие участки стробилы (более 100 мм) имеют опорожненную матку, а сами не отрываются. Возможно, такой способ выведения яиц из матки через разрыв кожномускульного мешка на апоральной стороне членика объясняется как раз особенностями формирования стробилы. Матка в члениках, находящихся в середине стробилы, переполнена зрелыми яйцами, а в последних члениках матка и даже гонады могут быть не развиты, т. е. эти проглоттиды не завершили свое развитие.

По мнению Догеля (1954), такие простые прорывы в стенке матки у цестод *Cyclophyllidea* представляют «первый шаг к образованию обособленных специальных маточных отверстий». У одного вида *Dilepididae* (систематическое положение еще не уточнено) из куликов Прибалтики образующиеся путем прорыва отверстия матки имеют правильное расположение по медианной линии членика и постоянную овальную форму.

Цестоды *Cyclophyllidea*, и особенно представители семейства *Hymenolepididae*, — молодая филогенетическая ветвь, и здесь идет формирование и развитие новых морфологических форм. *W. amphitricha* является таким примером.

#### Л и т е р а т у р а

- Д о г е л ь В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Изд. Ленингр. ун-та. : 1—368.
- Д у б и н и н а М. Н. 1966. Ремнецы фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—259.
- (К л е р В. О.) C l e r c W. 1907. Notes sur les Cestodes d'oiseaux de l'Oural. III : Quelques observations sur le *Dioicocestus aspera* Fuhrm. et sur les organes genitaux de *Schistotaenia macrorhyncha* Rud. Zbl. Bakt., Parasitol., Inf., I Abt., 43 (7) : 703—708.
- (К л е р В. О.) C l e r c W. 1930. Quelques données sur l'origine de l'unisexualité dans le genre *Dioicocestus* (Fuhrm.). Rev. Suis. de Zool., 37 (5) : 147—171.
- С п а с с к а я Л. П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М. : 1—698.
- С п а с с к и й А. А. и С п а с с к а я Л. П. 1954. Построение системы гименолепидид, паразитирующих у птиц. Тр. Гельминт. лабор. АН СССР, 7 : 55—119.
- С п а с с к и й А. А. и Г у б а н о в Н. М. 1959. Необыкновенная форма раздельнополых цестод. Тр. ИМЖ им. А. Н. Северцова, 27 : 91—100.
- С z a p l i n s k i B. 1967. The anatomy of *Wardoides nyrocae* (Yamaguti, 1935) Spassky, 1962. (Cestoda) from *Cygnus olor* (Gm.). Acta Parasitol. Polonica, 15 (16) : 113—121.

- Deblock S. et Rosé F. 1962. Les Hymenolepis (sensu lato) de Charadriiformes (à propos de 23 descriptions). Ann. Parasitol., 37 (5—6) : 767—847.
- Fuhrmann O. 1900. Zur Kenntnis der Acoleinae. Zbl. Bakt. Paras. Inf. I Abt.; Orig., (82 12—13) : 363—376.
- Fuhrmann O. 1904. Ein getrenntgeschlechtiger Cestode. Zool. Jb. Syst., 20 (2) : 131—150.
- Leigh W. H. 1941. Variation in a new species of cestode, Raillietina (Skrjabinia) variabila, from the prairie chicken in Illinois. J. Parasitol., 27 : 97—106.
- Sneed K. E. 1961. A description of anomalous and atypically developed tapeworms (Proteocephalidae : Corallobothrium) from catfishes (Ictalurus). J. Parasitol., 47 : 809—812.

---

THE FORMATION OF STROBILE OF WARDIUM  
AMPHITRICA (RUD., 1819) COMB. NOV. AND TRANSITION  
TO DIOECISM

M. M. Belopolskaya

S U M M A R Y

Strobiles of *W. amphitricha* found in waders from the Baltic and Okhotsk Seas differ in the degree of development of female and male gonades. They can be arranged in three groups: «female», «hermaphroditic», and «male». «Female» strobiles contained developed eggs, «hermaphroditic» strobiles had no developed eggs, in the «male» strobiles the ovary was not differentiated. The presence of strobiles of different types suggests the possible transition to dioecism.